

УДК 576.895 : 597.5

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СУКЦЕССИЯ ФАУНЫ ПАРАЗИТОВ РЫБ В ОЗЕРАХ

© Е. А. Румянцев

Изучена экологическая сукцессия фауны паразитов рыб в озерах Балтийского щита (Фенноскандия). На средней олиготрофной стадии развития фауна длительное время сохраняет свою относительную стабильность и максимальное видовое разнообразие рыб и паразитов.

Озера Карелии, равно как и всего Балтийского щита (Фенноскандия), являются относительно молодыми экосистемами, возраст которых насчитывает не более 15 тыс. лет. В период последнего оледенения фауна их была уничтожена и частью отступила к югу. Становление ее в голоцене определялось многими процессами. Решающее значение имели 2 из них — эвтрофикация и дистрофикация. Однако проявлялись они в разных озерах далеко не одинаково. Именно эти процессы и послужили в свое время основными критериями создания трофической системы озер (Thienemann, 1922; Naumann, 1932; Герд, 1949).¹

Будучи первоначально олиготрофными, озера превращаются в конечном итоге в эвтрофированные. При этом происходят серьезные изменения их гидрофауны. Видовое разнообразие организмов падает, тогда как продуктивность (трофность) растет. Озера олиготрофного и эвтрофированного типов, подвергаясь нарастающей дистрофикации, переходят в дистрофированный тип. Они теряют при этом не только видовое разнообразие, но и количественные показатели развития фауны.

Нами сделана попытка проследить сукцессионные изменения фауны паразитов рыб в озерах.² Это стало возможным лишь в последние годы, когда в паразитологическом отношении были подробно изучены разные типы озер Карелии и Кольского п-ова (Румянцев и др., 1984; Румянцев, 1996, 1997; Митенев, 1997; Митенев, Шульман, 1999, и др.).

Первые сведения, свидетельствующие об изменениях фауны паразитов рыб в озерах за многолетний период, были получены С. С. Шульманом и В. Ф. Рыбак. Они установили, что за четверть века в олиготрофных озерах южной Карелии (Кончозеро, Пертозеро) резко возросла численность рач-

¹ В сферу нашего внимания входят большие озера (в понимании Герда, 1949).

² Нами использован метод фаунистических комплексов Никольского (1947), несмотря на известную критику его Зенкевичем (1947). В дальнейшем целесообразно понятию «фаунистический комплекс» дать другое название, например генетическая группа или тип, чтобы не вносить путаницу в существующую терминологию.

ков *Ergasilus sieboldi* и объяснили это значительным продвижением водоемов в сторону эвтрофикации.

О влиянии дистрофикации на фауну олиготрофных озер свидетельствует пример с зарегулированием Выгозера, в котором увеличение содержания гуминовых веществ отрицательно сказалось на развитии гидробионтов — сигающих рыб и реликтовых раков (Александров и др., 1959). Многие виды паразитов, связанные с ними, выпали из паразитофауны или стали реже встречаться (*Rhabdochona denudata*, *Salmincola thymalli*, *Echinorhynchus salmonis*) (Рыбак, 1982; Аникиева, 1982). Снизились количественные показатели зараженности рыб трематодами *Diplostomum spathaceum*, *Bunoderella luciopercae*, *Phyllodistomum conostomum*, которые в своем жизненном цикле связаны с брюхоногими моллюсками. В то же время паразиты, связанные с зоопланктоном (*Proteocephalus percae*, *Camallanus lacustris*), увеличили свою численность.

В эвтрофированных озерах мезотрофного класса (Сямозеро) многолетние изменения паразитофауны рыб носили преимущественно количественный характер (Малахова, Иешко, 1977). Зараженность рыб паразитами, связанными с зоопланктоном, имела тенденцию увеличения, тогда как виды, связанные с зообентосом, стали встречаться более редко.

В наиболее эвтрофированном Крошнозере многолетние изменения касались и видового состава фауны паразитов. Представители бореального предгорного комплекса исчезли полностью, а из арктического пресноводного сохранилось лишь несколько видов, приуроченных к сигающим (*Proteocephalus exiguus*, *Diphyllbothrium dendriticum*, *Ichthyocotylurus erraticus*) и налиму (*Muxobolus lotae*, *Eubothrium rugosum*).

Однако более подробно были изучены изменения фауны паразитов рыб Онежского оз. (табл. 1), которые произошли почти за полувековой период — с 1932—1934 (Петрушевский, 1949) по 1979—1980 гг. (Румянцев и др., 1984). Как и следовало ожидать, наиболее всего они коснулись представителей бореального предгорного комплекса, которые стали реже встречаться (микроспоридии *Chloromyxum thymalli* и *C. truttae*, моногенея *Gyrodactylus thymalli*, трематода *Diplostomum phoxini*, нематода *Rhabdochona denudata*). Так, средняя интенсивность заражения гольяна метацеркариями *D. phoxini* снизилась с 382 до 80 экземпляров. Будучи исключительно реофильными и оксифильными, эти виды паразитов даже в крупных олиготрофных озерах не дают высокой численности. Процессы эвтрофикации и дистрофикации, происходящие в отдельных заливах и губах, пусть даже незначительные, оказывают заметное лимитирующее воздействие на их развитие.

Паразиты, образующие арктический пресноводный комплекс, ведут себя далеко не одинаково. Узкоспецифичные виды с прямым циклом обнаруживают явную многолетнюю тенденцию к уменьшению своей численности. У лососевых и сигающих рыб стали реже встречаться рачки рода *Salmincola*. На грани исчезновения (или исчезла) находится реликтовая пиявка *Acanthobdella peledina*. Сократилась зараженность рыб рядом паразитов со сложным циклом развития. Это нематоды *Capillaria salvelini* и *Cucullanus truttae*, трематоды *Crepidostomum farionis* и *Phyllodistomum simile*.

Однако некоторые виды паразитов арктического пресноводного комплекса стали чаще встречаться. Большинство из них имеют сложный цикл развития. Из видов с прямым циклом можно назвать лишь моногенею *Discocotyle sagittata* и рачка *Salmincola lotae*. Среди паразитов, увеличивающих свою численность, выделяются 2 группы. К первой относятся виды, связанные в своем жизненном цикле с зоопланктоном. Это цестоды *Proteocephalus*

Таблица 1
Изменение зараженности паразитами рыб Онежского оз. за многолетний период
Table 1. A change of infection of fish parasites of Onega Lake

Виды паразитов	Петрушевский, 1940	Румянцев и др., 1984
Бореальный предгорный комплекс		
<i>Apatemon cobitidis</i>	345/23	360/20
<i>Diplostomum phoxini</i>	5730/382	1200/80
<i>Rhabdochona denudata</i>	9/0.3	0
Арктический пресноводный комплекс		
<i>Discocotyle sagittata</i>	2/0.04	50/1.1
<i>Crepidostomum farionis</i>	64/1.1	152/1.5
<i>Phyllodistomum conostomum</i>	40/1	76/1.7
<i>Triaenophorus crassus</i>	404/5	444/5.5
<i>Eubothrium rugosum</i>	4/0.2	20/1.1
<i>E. salvelini</i>	1206/25.1	2970/59.4
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	20/0.5	18/0.6
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i>	280/8.5	43/1.2
<i>Proteocephalus exiguus</i>	252/5.6	859/19.1
<i>Cystidicola farionis</i>	65/3.6	266/7.6
<i>Echinorhynchus borealis</i>	74/1	528/6
<i>E. salmonis</i>	1115/24	4243/40
<i>Salmincola coregonorum</i>	10/0.3	7/0.2
Бореальный равнинный комплекс		
<i>Dactylogyrus crucifer</i>	20/1.3	1965/131
<i>Ancyrocephalus paradoxus</i>	80/5.3	260/17.3
<i>Diplozoen paradoxum</i>	26/1.7	70/4.7
<i>Caryophyllaeus laticeps</i>	88/5.9	20/1.3
<i>Diphyllbothrium latum</i>	343/6.7	13/0.3
<i>Rhipidocotyle campanula</i>	146/2.8	8/0.2
<i>Phyllodistomum angulatum</i>	42/2.8	1568/104
<i>Allocreadium isoporum</i>	96/2.5	1188/33.9
<i>Sphaerostomum brahamae</i>	234/15.6	63/4.2
<i>Bunodera luciopercae</i>	54/1.2	422/9.4
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i>	1109/24.6	2835/63
<i>Diplostomum spathaceum</i>	550/3.5	1325/8.3
<i>Camallanus lacustris</i>	82/0.9	166/2
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	1/0.04	96/4
<i>Acanthocephalus anguillae</i>	64/3	112/6
<i>Ergasilus sieboldi</i>	166/2.6	172/2.7
<i>Achtheres percarum</i>	108/3.6	116/3.8
<i>Tracheliastes polycolpus</i>	7/0.3	22/1.1
<i>Argulus foliaceus</i>	5/0.05	72/0.7

Примечание. Первая цифра (перед чертой) — общее количество паразитов, экз., вторая — индекс обилия, экз. Количество исследованных рыб составляет от 30 до 150 экземпляров.

exiguus, *Triaenophorus crassus*, *Eubothrium salvelini*, *E. rugosum*. Усиление зараженности ими является отражением тех сдвигов, которые произошли в развитии экосистемы водоема. Продуктивность отдельных акваторий (заливов и губ) возросла, и роль зоопланктона (копепод) в питании рыб, в первую очередь планктофагов, естественно увеличилась. Такая зависимость, на наш взгляд, устанавливается на первых этапах эвтрофикации, а именно в рамках озер олиготрофного типа. Однако в эвтрофированном типе озер начинает действовать уже другая закономерность — парадокс Шульмана (Румянцев, 1996), когда количественные показатели развития зоопланктона растут, а зараженность рыб паразитами, связанными с ними, падает.

Вторую группу паразитов арктического пресноводного комплекса, дающих повышение зараженности рыб, образуют виды, связанные в жизненном цикле с зообентосом. Среди них выделяются те представители, которые развиваются при участии реликтовых ракообразных. Это нематода *Cystidicola farionis*, скребни *Echinorhynchus salmonis* и *E. borealis*, цестода *Cyathocephalus truncatus*. Судя по зараженности ими, можно полагать, что в Онежском оз., по крайней мере в отдельных его акваториях, за последние 50 лет произошло нарастание численности реликтовых ракообразных (понтопорея), которые служат первыми промежуточными хозяевами этих паразитов. Возросла также инвазированность рыб Онежского оз. и рядом других паразитов, связанных с зообентосом (трематоды *Ichthyocotylurus erraticus*, нематода *Comphoronema oschmarini*).

Таким образом, первоначальный рост продуктивности олиготрофных озер происходит не только за счет видов бореального равнинного, но и также арктического пресноводного комплекса. Количественные показатели зараженности рыб представителями последнего из них возрастают. Однако этот рост идет лишь до тех пор, пока данные олиготрофные водоемы не переходят в новое качественное состояние — эвтрофированный тип. На бореальный предгорный комплекс эта зависимость не распространяется.

Рассмотрим многолетние изменения зараженности рыб доминирующими видами паразитов бореального равнинного фаунистического комплекса. Многие виды моногеней рода *Dactylogyrus* (*D. crucifer*, *D. tuba*, *D. amphibothrium*) обнаруживают увеличение инвазированности рыб. Возрастает зараженность рыб рачками *Argulus foliaceus* и *Tracheliaestes polycolpus*. В отношении других раков, в частности *Ergasilus sieboldi*, существенных изменений не выявлено. Возможно, *E. sieboldi* получает широкое распространение лишь на более поздних этапах эвтрофирования озер олиготрофного типа, как это было в Пертозере и Кончозере, о котором говорилось выше. Онежское оз. еще далеко не достигло такого уровня эвтрофикации. Последняя затрагивает пока лишь отдельные прибрежные акватории.

Усиление зараженности рыб паразитами со сложным циклом развития вызвано ростом продуктивности зоопланктона и зообентоса. Возрастает инвазированность рыб-планктофагов цестодами родов *Proteocephalus* и *Triaenophorus*, нематодами *Camallanus* и *Philometra*. Однако в отношении цестоды *Diphyllobothrium latum* наблюдается обратная картина. Распространение этого вида в озерах зависит, скорее всего, от влияния его окончательных хозяев — человека и домашних животных.

У многих трематод (*Diplostomum spathaceum*, *Bunodera luciopercae*, *Allocreadium isoporum* и др.) отчетливо выражена тенденция к увеличению зараженности рыб. Особенно это касается личинок трематод, которые заканчивают жизненный цикл в рыбоядных птицах. Вызвано это, без сомнения, ростом численности брюхоногих моллюсков — первых промежуточных хозяев па-

разитов. Наряду с обогащением фауны трематод, имеет место и ее обеднение. Так, реже стали встречаться трематоды *Rhipidocotyle campanula*, что может находиться в прямой зависимости от численности моллюсков *Anodonta* — промежуточных хозяев этих паразитов. С данным обстоятельством связано и снижение зараженности рыб глехидиями.

Что касается нематоды *Raphidascaris acus* — одного из наиболее распространенных паразитов рыб, то в Онежском оз. численность ее возросла. Решающее значение здесь могут иметь трофические связи между окончательным (щука) и вторыми промежуточными (карповые рыбы) хозяевами, которые усилились. Дальнейший рост эвтрофикации, очевидно, затормозит этот процесс. По крайней мере в наиболее эвтрофированных озерах Карелии (Святозеро, Крошнозеро) численность *R. acus* резко падает. Скребни *Neoechinorhynchus rutili* и *Acanthocephalus anguillae* дают некоторое увеличение зараженности. Изменения в зараженности рыб нематодами и скребнями подтверждают тот факт, что в отдельных районах Онежского оз. за последние несколько десятилетий произошло определенное нарастание количественных показателей развития зообентоса.

Отметим еще одну особенность — увеличение зараженности колюшек Онежского оз. миксоспоридией *Myxobolus gasterostei* и моногенейми *Gyrodactylus arcuatus* и *G. pungitii*. Все они являются узкоспецифичными паразитами с прямым циклом, входящими в состав солоноватоводной группы. Эти изменения связаны непосредственно с ростом численности самих рыб, наблюдаемым в последние годы во многих заливах и губах озера.

Что касается Ладожского оз., то это предмет нашего дальнейшего изучения. Здесь отметим лишь, что в этом водоеме в результате влияния хозяйственной деятельности человека многолетние изменения фауны носили более выраженный характер и не были вполне идентичными с таковыми в Онежском оз. Эти различия являются отражением тех изменений экосистемы, которые испытывают оба водоема в последние годы. В Онежском оз., по имеющимся данным (Филатов, 1999), естественный процесс эвтрофикации сопровождается увеличением численности реликтовых ракообразных, в частности *Pontoporeia affinis*. Это привело к тому, что в нем за последние 50 лет зараженность рыб паразитами, которые развиваются при участии реликтовых ракообразных, имела тенденцию к нарастанию (Румянцев, 1996). В Ладожском оз., в котором более выражены процессы антропогенного эвтрофирования и загрязнения, численность и биомасса реликтовых раков, по данным Слепухиной и др. (2000), не претерпевает сколько-нибудь заметного увеличения. Естественно, эта особенность не могла не сказаться на паразитах рыб, связанных в жизненном цикле с реликтовыми раками (*Echinorhynchus salmonis*, *Cystidicola farionis*). В результате количественные показатели зараженности ими не испытывают роста и оказываются более низкими, нежели таковые в Онежском оз.

В целом, проведенные исследования в озерах разного типа показывают, что зараженность рыб паразитами за длительный период, составляющий несколько десятилетий, претерпевает вполне определенные изменения. Хотя основной контингент паразитов (доминирующие виды) остается постоянным, однако это не исключает изменений видового состава фауны. По мере развития озер отмечена тенденция к выпадению редко встречающихся видов паразитов бореального предгорного и арктического пресноводного фаунистических комплексов. Видовое разнообразие их сокращается. Бореальная предгорная фауна, будучи изначально обедненной в озерах, за время их эвтрофикации испытывает наибольшие изменения. Происходят количест-

венные изменения в составе фауны. Большинство видов паразитов арктического пресноводного комплекса уменьшает свою численность. У некоторых немногих представителей бореального равнинного комплекса отчетливо выражена общая тенденция к нарастанию зараженности рыб.

Происходящие направленные изменения фауны паразитов рыб за многолетний период отражают различные стороны развития озер по пути их эвтрофикации и дистрофикации, т. е. носят характер экологической аллогенной сукцессии. В наиболее стабильных экосистемах, какими являются крупные олиготрофные озера, многолетние изменения фауны паразитов рыб оказываются менее значительными и носят преимущественно количественный характер. В средних и малых озерах быстрее протекают процессы эвтрофикации и дистрофикации, и изменения паразитофауны резче выражены. С переходом озер от одной стадии сукцессии к другой фауна паразитов рыб претерпевает вполне определенную качественную и количественную перестройку видового состава: перераспределение доминирующих видов, снижение роли представителей бореального предгорного и арктического пресноводного фаунистических комплексов, вплоть до выпадения их, изменение численности паразитов, снижение видового разнообразия (табл. 2; см. рисунок).

В исходных олиготрофных (ультраолиготрофных) озерах, возникших непосредственно на местах приледникового стока, и наиболее близких к ним некоторых современных озерах на севере Балтийского щита (ортокладиинные и малые озера, расположенные на водоразделах) сформировалась первичная гидрофауна. Основное ядро фауны паразитов рыб в них складывалось из представителей бореального предгорного и арктического пресноводного фаунистических комплексов. Это были виды паразитов, специфичные для лососевидных рыб, а также налима и гольяна. Паразиты бореального равнинного комплекса, приуроченные к карповым рыбам, отсутствовали вовсе. Они появились позднее. Даже сейчас в некоторых ортокладиинных озерах севера их нет. В то же время удельный вес бореального предгорного комплекса в них был очень высок. Имели широкое распространение многие реофильные виды паразитов, такие как миксоспоридия *Myxobolus cybinae*, моногенеи *Gyrodactylus thymalli*, *G. limneus*, *G. magnificus*, *Tetraonchus borealis* и *Dactylogyrus borealis*, нематода *Cystidicoloides tenuissima*. В составе арктического пресноводного комплекса выделялись миксоспоридии *Henneguya zschokkei*, *Chloromyxum dubium* и *C. mucronatum*, моногенеи *Discocotyle sagittata*, *Gyrodactylus* sp. (*Salvelinus*), *G. lotae* и *G. lavareti*, рачки *Salmincola*, цестоды *Cyathocephalus truncatus* и *Eubothrium salvelini*, скребни *Echinorhynchus salmonis* и *E. borealis*, нематоды *Comphoronema oschmarini* и *Haplonema hamulatum*, пиявка *Cystobrancheus mammillatus*. Все перечисленные виды и есть ядро паразитофауны рыб на первых этапах развития экологической сукцессии в олиготрофных озерах. Среди паразитов, равно как и их хозяев, это были первые вселенцы в озера. Наши данные вполне согласуются с взглядами ихтиологов. Так, Кудерский (1998) полагает, что в истории ихтиофауны Белого моря наблюдалось 4 волны вселения — от солоноватоводных и арктических видов в позднеледниковое время до атлантических и амфибореальных в период климатического оптимума.

Иммиграция рыб и паразитов происходила преимущественно с юга (Берг, 1949). Очевидно, что этот процесс не является завершенным до настоящего времени. Имели место и другие пути расселения гидробионтов — с запада через Балтийскую провинцию и с востока через Ледовитоморскую. В период существования приледникового стока большую роль в иммиграции ви-

Таблица 2
Характеристика фауны паразитов, свойственных разным стадиям сукцессии
Table 2. Characteristic of parasite fauna of different stages of succession

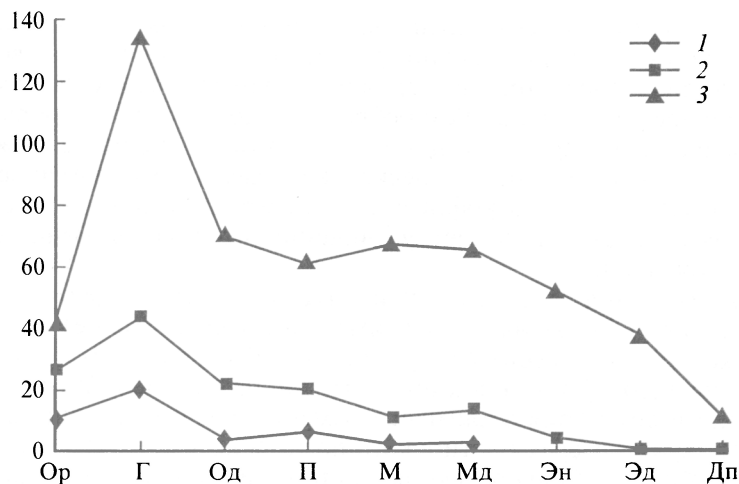
Признаки	Олиготрофная стадия	Эвтрофированная стадия	Дистрофированная стадия
Основные руководящие и доминирующие группы рыб	<i>Salvelinus</i> , <i>Thymallus</i> , <i>Salmo</i> , <i>Coregonus</i> , <i>Osmerus</i>	<i>Osmerus</i> , <i>Stizostedion</i> , <i>Abramis</i> , <i>Leuciscus</i> , <i>Esox</i>	<i>Esox</i> , <i>Rutilus</i> , <i>Perca</i>
Общее число видов паразитов	Более 150*	Около 100	Менее 30
Основные руководящие и доминирующие виды паразитов:			
а) моногенеи <i>Gyrodactylus thymalli</i> , <i>G. limnaeus</i> , <i>G. lavareti</i> , <i>Tetraonchus borealis</i> , рачки <i>Salmincola</i> , пиявка <i>Acanthobdella peledina</i> , цестоды <i>Eubothrium salvelini</i> и <i>Cyathocephalus truncatus</i> , скребни <i>Echinorhynchus salmonis</i> и <i>E. borealis</i> ;	Имеются	Нет	Нет
б) цестоды <i>Proteocephalus exiguus</i> , <i>Triaenophorus crassus</i> , <i>Diphyllbothrium ditremum</i>	»	Имеются	»
Паразиты, специфичные для лососевых рыб	>30	<10	»
Фаунистические комплексы паразитов рыб:			
Общее число комплексов	8	5	1
Число видов бореального предгорного комплекса	10—20 и более	1	Нет
Число видов арктического пресноводного комплекса	30—40 и более	Менее 15	»
Зараженность рыб паразитами (экстенсивность и интенсивность):			
а) паразиты, связанные с зоопланктоном;	Средняя	Слабая	Слабая
б) инфузории <i>Apiosoma</i> и <i>Trichodina</i> , трематоды <i>Diplostomum</i> и <i>Ichthyocotylurus</i> , рачки <i>Ergasilus sieboldi</i>	»	Высокая	»

Примечание. * — цифры в среднем по озерам.

дов играла связь отдельных речных бассейнов между собой. В частности, р. Волга служила важным путем проникновения южных видов паразитов рыб на север.

Возможности дальнейшего роста видового разнообразия паразитов рыб в озерах определялись наличием потенциальных экологических ниш в них. Естественно, что в больших озерах (в понимании Герда, 1949) их было больше. Олиготрофные озера на первых стадиях сукцессии развивались по линии эвтрофикации, и только позднее, на средних стадиях, они стали испытывать ту или иную степень дистрофикации. Каждый фаунистический комплекс паразитов достигает пика разнообразия ко времени своего оптимального развития на средних олиготрофных стадиях сукцессии.

Ортокладиновые озера, наиболее близкие к первичным олиготрофным, имеют сравнительно небогатый видовой состав паразитов (около 100 ви-



Изменение числа видов паразитов рыб в озерах.

Озера: Г — гаммаракантовые, Дп — дистрофные полигузмозные, М — мезотрофные, Мд — мезотрофные дистрофирующие, Од — олиготрофные, Ор — ортокладиновые, П — понтопорейные, Эл — эвтрофные дистрофирующие, Эн — наиболее эвтрофированные. Фаунистические комплексы: 1 — бореальный предгорный, 2 — арктический пресноводный, 3 — бореальный равнинный.

Changes of parasite and fish species numbers in lakes.

дов). В них, помимо присутствия основного ядра, имеются представители бореального равнинного комплекса, приуроченные к щуке, окуню и резе — плотве. Паразитофауна рыб этих олиготрофных озер менее других уклонилась от своего исходного состояния.

Гаммаракантовые озера (Онежское, Ладожское) близки к первичным олиготрофным (ультраолиготрофным) водоемам в силу их обширности акватории, глубоководности и выраженного гипоплимниона, а главное, сходного развития холодноводных фаунистических комплексов паразитов рыб — бореального предгорного и арктического пресноводного. Однако отдельные мелководные и хорошо прогреваемые акватории этих водоемов (заливы и губы) значительно изменены под влиянием эвтрофикации и дистрофикации. Именно в них и сосредоточено подавляющее число бореальных равнинных видов — рыб и паразитов. В этих озерах имеются возможности для образования многих экологических ниш и существования многих видов паразитов с разнообразным жизненным циклом. Они характеризуются самым большим разнообразием видового состава паразитов (более 400 видов). Бореальный равнинный комплекс включает в себя не только палеарктическую, но и понто-каспийскую и амфибореальную группы. Гетерогенный характер фауны в них усиливается также за счет присутствия немногих представителей атлантического и индийского равнинного комплексов.

Все другие классы олиготрофных озер претерпели значительно большие изменения в направлении либо эвтрофикации (олиготрофные эвтрофирующие), либо дистрофикации (олиготрофные дистрофирующие озера). В понтопорейных озерах рост трофности происходит и за счет реликтовых раков и паразитов, связанных с ними (*Echinorhynchus salmonis*), т. е. арктического пресноводного комплекса. В олиготрофных дистрофирующих озерах при общем сохранении видового разнообразия фауны паразитов наблюдается выраженная тенденция снижения количественных показателей зараженности рыб паразитами (экстенсивность и интенсивность заражения).

Экологическая сукцессия фауны паразитов в озерах характеризуется последовательной сменой ряда стадий развития, т. е. изменением во времени видового состава паразитов. В первичных олиготрофных озерах складывалось основное ядро фауны. Разнообразие видов паразитов на ранних стадиях развития озер возрастало, и затем на средних стадиях видовой состав стабилизировался. В течение уже нескольких тысячелетий сохраняется определенный гомеостаз. Олиготрофный статус озер может сохраняться неопределенно долгое время, если нет увеличения притока биогенных веществ с водосборной площади.

На средних стадиях экологической сукцессии озера сохраняют свой олиготрофный статус, а фауна — максимальное (оптимальное) разнообразие видов. Некоторые исследователи (Margalef, 1963; Одум, 1975) считают, что разнообразие видов стремится к пику именно на ранних или средних стадиях сукцессии и снижается в климаксе. Именно такая тенденция наблюдается в олиготрофных озерах Балтийского щита, в которых связи между разнообразием видов и стабильностью экосистемы имеют прямую зависимость.

Озера, находящиеся за пределами Балтийского щита, имеют преимущественно эвтрофированный характер. В большинстве своем это сравнительно неглубокие водоемы, которые хорошо прогреваются, отличаются отсутствием стратификации и значительным поступлением биогенов. В эвтрофированных озерах снижается общее видовое разнообразие паразитов. В первую очередь это касается бореального предгорного и арктического пресноводного фаунистических комплексов. Первый, за редкими исключениями, исчезает полностью, а второй — теряет большинство своих представителей, включая и тех из них (*Echinorhynchus salmonis*), жизненный цикл которых протекает при участии реликтовых ракообразных. Выпадают также многие виды паразитов с прямым циклом развития, например рачки рода *Salmincola*. Отсутствие их — одна из характерных черт таких озер. Роль бореального равнинного комплекса возрастает. При общей потере видового разнообразия паразитов увеличивается численность немногих отдельных видов. Это инфузории родов *Apiosoma* и *Trichodina*, активно инвазирующие виды трематод рода *Diplostomum*, рачки *Ergasilus* и др.

Развитие фауны озер Балтийского щита представляет собой первичную сукцессию, имеющую аллогенный характер, поскольку происходит в водоемах, которые хотя и были заселены, но лишились своих гидробионтов в результате материкового оледенения. Была ли абсолютная гибель обитателей водоемов, или некоторые из них сохранились каким-то образом — утверждать однозначно нельзя. Многие исследователи считают, что после отступления ледника развитие озерных экосистем протекало на территории, с которой были удалены предыдущие сообщества гидробионтов. Заселение озер фауной (рыбами и их паразитами) протекало в голоцене сравнительно быстро за счет иммигрантов с сопредельных территорий. По-видимому, этот процесс продолжается и сейчас.

Дистрофикация, однако, имеет как бы обратную тенденцию развития экосистемы от основной сукцессии (олиготрофия—эвтрофия) в направлении снижения продуктивности озер и их видового разнообразия. Как и эвтрофикация, этот процесс в первую очередь и в наибольшей степени проявляется в малых озерах как олиготрофного, так и эвтрофированного типов. Конечным этапом развития их является полигумозный дистрофный тип озер, в которых остается нередко один окунь, а паразитофауна его сильно обеднена. Это естественный «дисклимакс» водоема, за которым следует уже образование болота. Эвтрофикация и дистрофикация — это основные ес-

тественные процессы, определяющие развитие озер, протекающие одновременно и направленно, но проявляющиеся в разных озерах далеко не одинаково. Экологическая сукцессия фауны паразитов рыб в озерах складывается из 3 последовательных стадий — олиготрофной, эвтрофированной и дистрофированной.

С точки зрения природы, да и самого человека, весьма важно, чтобы олиготрофные озерные экосистемы как можно дольше находились в стадии гомеостаза на средних стадиях сукцессии, когда имеется максимальное (оптимальное) разнообразие видов. Именно этот тип озерных экосистем оказывается наиболее защищен от возможных нарушений внешних факторов. Известны случаи, когда озера, выведенные из олиготрофного статуса в эвтрофированный под влиянием деятельности человека, вновь возвращались в исходное состояние при прекращении этой деятельности. Примером служит «выздоровление» оз. Вашингтон в г. Сиэтле (Hasler, 1969; цит. по: Одум, 1975).

Озера действительно могут развиваться в сторону более олиготрофных условий, если приток биогенов с водосбора замедляется или прекращается. Это значит, что антропогенная эвтрофикация озер может быть «повернута вспять». Хозяйственная деятельность человека чрезмерно ускоряет (до «искажения») ход экологической сукцессии в озерах и главное загрязняет водоемы, т. е. вызывает так называемый «дисклимакс», который сопровождается потерей разнообразия и численности видов животных.

ВЫВОДЫ

На основании проведенного исследования нами делаются некоторые выводы:

1. Экологическая сукцессия фауны паразитов рыб в озерах Балтийского моря носит аллогенный характер и складывается из основных стадий развития — олиготрофной, эвтрофированной и дистрофированной.

2. На средней олиготрофной стадии развития сукцессии фауна озер длительное время сохраняет свою относительную стабильность и максимальное видовое разнообразие — рыб и паразитов.

3. Эвтрофированная (климаксовая) стадия развития фауны озер характеризуется снижением разнообразия видов паразитов и наибольшей величиной инвазированности рыб, достигаемой за счет интенсивного развития немногих представителей бореального равнинного комплекса.

4. Антропогенная эвтрофикация ускоряет (до «искажения») ход экологической сукцессии в озерах.

Список литературы

- Александров Б. М., Макарова Е. Ф., Смирнов А. Ф. Оз. Выгозеро. Озера Карелии (справочник) // Петрозаводск, 1959. 620 с.
- Аникиева Л. В. Использование гельминтологических данных при оценке состояния водоема // Экол. параз. орг. в биогеоцен. Севера. Петрозаводск, 1982. С. 72—83.
- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. 1949. Т. 1—3. 1382 с.
- Герд С. В. Биоценозы бентоса больших озер Карелии // Тр. Карело-Финск. гос. ун-та. Петрозаводск, 1949. Ч. 4. 198 с.
- Зенкевич Л. А. О задачах, объекте и методе морской биогеографии // Зоол. журн. 1947. Т. 26, вып. 3. С. 201—220.

- Кудерский Л. А. О формировании ихтиофауны Белого моря // Матер. 7-й Междунар. конф. «Пробл. изуч., рац. использ. и охр. пр. рес. Бел. м.». СПб., 1998. С. 163—166.
- Малахова Р. П., Иешко Е. П. Изменение паразитофауны рыб Сямозера за прошедшие 20 лет // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск, 1977. С. 185—199.
- Митенев В. К. Паразиты пресноводных рыб Кольского Севера. Мурманск, 1997. 200 с.
- Митенев В. К., Шульман Б. С. Паразиты рыб водоемов Мурманской области. Мурманск, 1999. 71 с.
- Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализа для зоогеографии // Зоол. журн. 1947. Т. 26, вып. 3. С. 221—232.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 770 с.
- Петрушевский Г. К. Материалы по паразитологии рыб Карелии. 2. Паразиты рыб Онежского озера // Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та. 1940. Т. 30. С. 133—186.
- Румянцев Е. А. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах. Петрозаводск, 1996. 188 с.
- Румянцев Е. А. Паразиты рыб как экологические индикаторы эвтрофикации озер // Экология. 1997. Т. 28, вып. 5. С. 347—350.
- Румянцев Е. А., Пермяков Е. В., Алексеева Е. Л. Паразитофауна рыб Онежского озера и ее многолетние изменения // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1984. Вып. 216. С. 117—133.
- Рыбак В. Ф. Формирование паразитофауны рыб Выгозерского водохранилища // Экол. параз. орг. в биогеоценоз. Севера. Петрозаводск, 1982. С. 59—72.
- Слепухина Т. Д., Барбашова М. А., Расплетина Г. Ф. Многолетние сукцессии и флуктуации макрозообентоса в различных зонах Ладожского озера // Ладожское озеро. Петрозаводск, 2000. С. 249—255.
- Филатов Н. Н. Онежское озеро. Петрозаводск, 1999. 294 с.
- Margalef R. Successions of populations // Adv. Frontiers of Plant Sci. 1963. Vol. 2. P. 137—188.
- Naumann E. Grundzuge der regionalen Limnologie // Die Binnengewasser. 1932. Bd 2. S. 1—176.
- Thienemann A. Die beiden Chironomusarten der Tiefenfauna der norddeutschen Seen Ein hydrobiologischen Problem // Arch. Hydrobiol. 1922. Bd 13. S. 609—646.
- Петрозаводский государственный университет
- Поступила 3 XI 2003

ECOLOGICAL SUCCESSION OF FISHES' PARASITE FAUNA IN LAKES

E. A. Rumyantsev

Key words: parasite fauna, fish, lake, succession.

SUMMARY

Succession of fish parasite fauna in lakes (with example of Baltic shield) was investigated. At the middle oligotrophic stage, the fauna of parasites and fishes maintain a relative stability for a long period and characterised by maximum species diversity.